

Cesare F. Sacchi (*)

CONTRIBUTION A LA DEMOECOLOGIE DE DEUX *LITTORARIA* DES ILES SUD-PACIFIQUES (Gastropoda, Prosobranchia, Littorinidae) (**)

KEY WORDS: *Littoraria undulata*, *L. coccinea*, Laing Island, Mo'orea, sex-ratio, shell variations, trophic spectra.

Abstract

A contribution to demoeology of two *Littoraria* species from South-Pacific islands.

L. undulata and *L. coccinea* are closely related species from a genus inhabiting the whole Indo-Pacific tropical region. Population samples of the former are studied from Laing Island, Papua New Guinea. The latter was sampled from the shores of Oponohu Bay, Society Islands. Sex-ratio of both presents a female excess high even for Littorinids. Sexual differences in shell, concerning size and globosity — slightly more important in females — following a general trend in Littorinids, were confirmed, as well as relations between average size, population density, local ecological factors. The shells of *L. coccinea* are usually pink. *L. undulata* displays a shell colour polymorphism, mottled morphs being predominant. Trophic spectra of both species are based upon microphagy, as related to macroscopically «bare» substrata inhabited by these marine snails, i.e. intertidal rocks and logs. Data are added concerning Molluscs found at the same levels: they are mainly other *Littoraria*, from the *L. scabra* group, and Neritidae.

Riassunto

Contributo alla demoeologia di due *Littoraria* sudpacifiche.

L. undulata e *L. coccinea* sono specie affini, d'un genere diffuso nell'Indo-Pacifico tropicale. Campioni di popolazione di quella sono stati studiati sull'isola di Laing (Papua-Nuova Guinea); di questa, sul greto della baia di Oponohu a Mo'orea, isole della Società. Pur se la tendenza verso l'eccesso di femmine è generale nei Littorinidi, entrambe queste *Littoraria* mostrano un eccesso particolarmente rilevante. Differenze sessuali, a vantaggio delle femmine, nelle dimensioni medie e nell'indice di globosità del nicchio sono confermate anche qui. Le conchiglie di *L. coccinea* sono di sfumature rosee; *L. undulata* mostra invece un notevole polimorfismo, con netta predominanza di morfe screziate. Gli spettri trofici di entrambe le specie indicano microfagia, in rapporto con la loro localizzazione intermareale su greti macroscopicamente «nudi», come rocce e tronchi. Si dà pure una lista di Molluschi trovati agli stessi livelli: si tratta di altre *Littoraria* — del gruppo di *L. scabra* — di Neritidi e di pochi altri elementi.

(*) Dipartimento di Genetica, sez. Ecologia, Piazza Botta 10, 27100 Pavia.

Un résumé de ce travail a été présenté au Fourth International Symposium on Littorinid Biology (Roscoff, 19-25 Settembre 1993)

(**) Lavoro accettato il 25.2.1994

Introduction

Placées par REID (1986) dans le genre *Littoraria* — précédemment accepté comme sous-genre de *Littorina* — les espèces *L. undulata* (Gray, 1839) et *L. coccinea* (Gmelin, 1731) sont considérées par ROSEWATER (1970) comme taxonomiquement très proches, entre autres caractères par la présence d'un pan basal du pénis (fig. 1) à fonction vraisemblablement glandulaire. Les deux espèces, dont l'habitat adulte est typiquement intertidal, présentent une ample distribution dans le domaine tropical indo-pacifique. Toutefois, *L. undulata* n'atteint pas les archipels du sud-est pacifique (îles de la Société, Tuamotu, Marquises, Australes) alors que *L. coccinea* ne franchit pas, vers l'ouest, la longitude des Philippines.

Le but de cette recherche a été une comparaison des caractères démographiques des deux *Littoraria*, qui diffèrent sensiblement du groupe de *L. scabra* (L.) étudié en 1986 par REID, de façon à établir un parallélisme avec des Littorinidés précédemment étudiés (SACCHI, 1967, 1969; 1980; 1984; SACCHI & SCONFETTI, 1988 et 1991; SACCHI et VOLTOLINA, 1987) dont les exigences sur la grève paraissent parfois analogues, malgré leurs distributions nord-atlantiques ou nord-pacifiques.

Méthodes et techniques

a) *localisation et récolte du matériel.* *Littoraria undulata* a été récoltée en quatre localités (fig. 2: de A à D) de l'îlot madréporique de Laing Island en Mer de Bismarck, à 3 kilomètres de la côte nord-est de Papouasie-Nouvelle Guinée. Cette localité se trouve dans la province de Madang, en face de Bogia (CLAERBOUDT & alii, 1990). La récolte a eu lieu en juin-juillet 1986. Postérieurement à ces récoltes personnelles, trois récoltes, notées de A-1 à A-3 dans les tableaux ont été faites dans la localité A par d'autres chercheurs travaillant à la Station biologique Léopold I de l'Université de Bruxelles à Laing Island: respectivement en février 1987, août 1988 et janvier 1989. Le substrat, à côté de quelques blocs de madrépores mortes, découverts par basse-mer, est surtout constitué par des troncs d'arbres en épave sur la grève. Ce dernier substrat est nettement préféré par les adultes. La récolte durait environ un quart d'heure, sur une surface effectivement habitée par les *Littoraria* de 5 m².

L. coccinea, moins abondante dans la nature, vient de sept stations prospectées par nous sur la côte de la baie d'Oponohu, profonde entaille sur le littoral nord de Mo'orea, la seconde île en superficie du groupe de la Société (fig. 3, de M-1 à M-7). La récolte a eu lieu en septembre 1991. Le substrat est constitué en partie de blocs artificiellement placés de madrépores et surtout de basalte (l'île appartient d'après SALVAT, 1988, au type «volcanique à récifs coralliens»). Une partie importante de la récolte a toutefois été faite encore sur des substrats ligneux, tels des troncs et morceaux de bois en épave, ou la base d'arbres thalassophiles, ou même des racines de la végétation littorale terrestre, déchaussées par les vagues. Les arbres dont la base sert de substrat aux *Littoraria* sont souvent des *Hernania nymphaeifolia* (Presl.), *Calophyllum inophyllum* L., *Terminalia catappa* L., *Barringtonia asiatica* (L.) et surtout *Hibiscus tiliaceus* L., tous germant sur la grève exondée.

La présence relativement plus réduite de *L. coccinea* a requis des temps et des surfaces de récolte plus importants: une demi-heure sur 10 m².

Plus rarement, l'une et l'autre espèce accompagnent des *Littoraria* du groupe *scabra* (L.) sur d'autres arbres thalassophiles vivants. Pour *L. coccinea* il s'agit du cocotier *Cocos nucifera* L. né sur la grève. Pour *L. undulata*, le substrat commun est représenté par *Avicennia marina* Vierh. mangrove arborescente aux limites nord de la station C..

Les stations de M-1 à M-4 sont sur la côte ouest (exposée à l'est) d'Oponohu; les trois suivantes sur la côte est. Un huitième relevé d'essai, au fond de la baie, presque au niveau du Centre de l'Environnement d'Oponohu, n'a pas livré un nombre de littorines suffisant à la comparaison avec les autres stations. Suivent, après l'estuaire de la rivière, en allant vers le nord, 1,5 kilomètres environ de grève presque dépeuplée de *L. coccinea*.

Pendant la récolte, nous avons essayé de déranger le moins possible, sur les plans qualitatif et quantitatif, les présences et les positions sur la grève des peuplements soumis à l'échantillonnage, qui a toujours exclu les plus jeunes individus, vivant à la lisière inférieure du modeste horizon intertidal de ces îles (un mètre). Ces «nouveaux arrivés» dans l'habitat subaérien des adultes, montrent d'ailleurs souvent une rugophilie plus marquée, choisissant des substrats moins lisses (à Laing par exemple, les blocs de madrépores plutôt que les troncs) qui offrent une meilleure protection mécanique et hygrique.

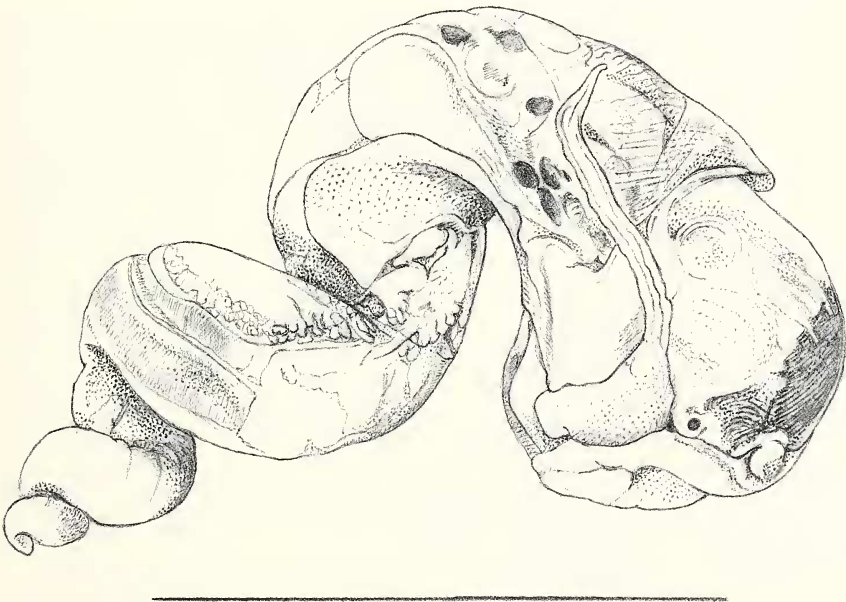


Fig. 1: *Littoraria coccinea*, Baie d'Oponohu, Station M-4. Morphologie d'un individu mâle après fixation en alcool à 70%. Le trait horizontal représente le centimètre. M. GOVAERTS, del.

b) *analyses démographiques*. Suivant nos procédés habituels (voir, entre autres, SACCHI, 1984) l'échantillon récolté a été d'abord divisé, d'après l'état de la coquille, en adultes et immatures. Les adultes, destinés aux analyses biométriques, ont été soumis à dissection pour en évaluer le rapport des sexes (Tableaux I et II).

c) *biométrie*. Sur les coquilles adultes, à l'aide d'un calibre à horloge (*dial calliper*) au 100^{ème} de millimètre, ont été prises les mesures de la hauteur h et du grand diamètre D . Ces deux mesures sont estimées suffisantes pour apprécier des différences de forme, par le calcul de l'indice $I = D \times 100 \times h^{-1}$ et de taille, par une assimilation — très approximative — du volume V à celui d'un cône ayant D comme diamètre de base et h comme hauteur. Cette mesure du grand diamètre est assurément moins significative, sur le plan anatomique, que celle proposée par REID (1986) mais elle présente l'avantage de permettre une plus directe comparaison avec les données de la littérature et d'être plus rapide (Tableaux III et IV).

Suivant les techniques habituelles (SACCHI & SCONFIETTI, 1988 et 1991) on mesure pour chaque station un échantillon adulte — extrait au hasard de la récolte — de 100 mâles et autant de femelles. Toutefois, les faibles présences de *L. coccinea* sur la côte orientale d'Oponohu ont limité la consistance des échantillons étudiés à 70 individus par sexe en *M-6* et à 80 mâles contre 100 femelles en *M-5*, seules les coquilles intactes après dissection ayant été utilisées.

Toutes les moyennes ainsi obtenues sont accompagnées par leur déviation standard, ou écart-type.

d) *polymorphisme de couleur*. ROSEWATER (cit.) remarque que GMELIN, en baptisant *coccinea* une espèce à coquille non pas écarlate, mais présentant une monotone teinte rose qui blanchit avec l'âge, a péché par optimisme. Quelquefois ce fond est confusément relevé par des bandes incertaines d'un rose un peu plus foncé. *L. undulata*, au contraire, montre un remarquable polymorphisme de couleur, et surtout de dessin, même dans une aire topographiquement aussi restreinte que Laing Island (Tableau V). Nous groupons en trois classes ce polymorphisme, en limitant l'étude aux coquilles soumises à l'analyse biométrique. La première classe (*b*) comprend une coloration beige uniforme qui seulement en deux cas tend légèrement au rose. La classe *m* est celle des surfaces maculées à marbrées, rarement rayonnant d'un système mal définissable de deux bandes, respectivement supra- et infraéquatoriale, à leur tour maculées; il y a de nombreuses variations d'étendue et d'intensité de ce dessin. La troisième classe, notée *g*, englobe des morphes également basées sur un système de deux bandes, grisâtres, généralement à leur tour confuses, d'où cette coloration incertaine peut s'étendre à toute la surface du dernier tour, sur l'aspect duquel la classification est établie, comme il est de règle en malacologie.

e) *spectres trophiques*. Un certain nombre d'adultes ont été fixés en solution concentrée de formol, directement pendant la récolte sur la grève. Ils ont ensuite été soumis à l'analyse des contenus du tube digestif, d'après les techniques utilisées par notre groupe de travail (VOLTOLINA & SACCHI, 1990).

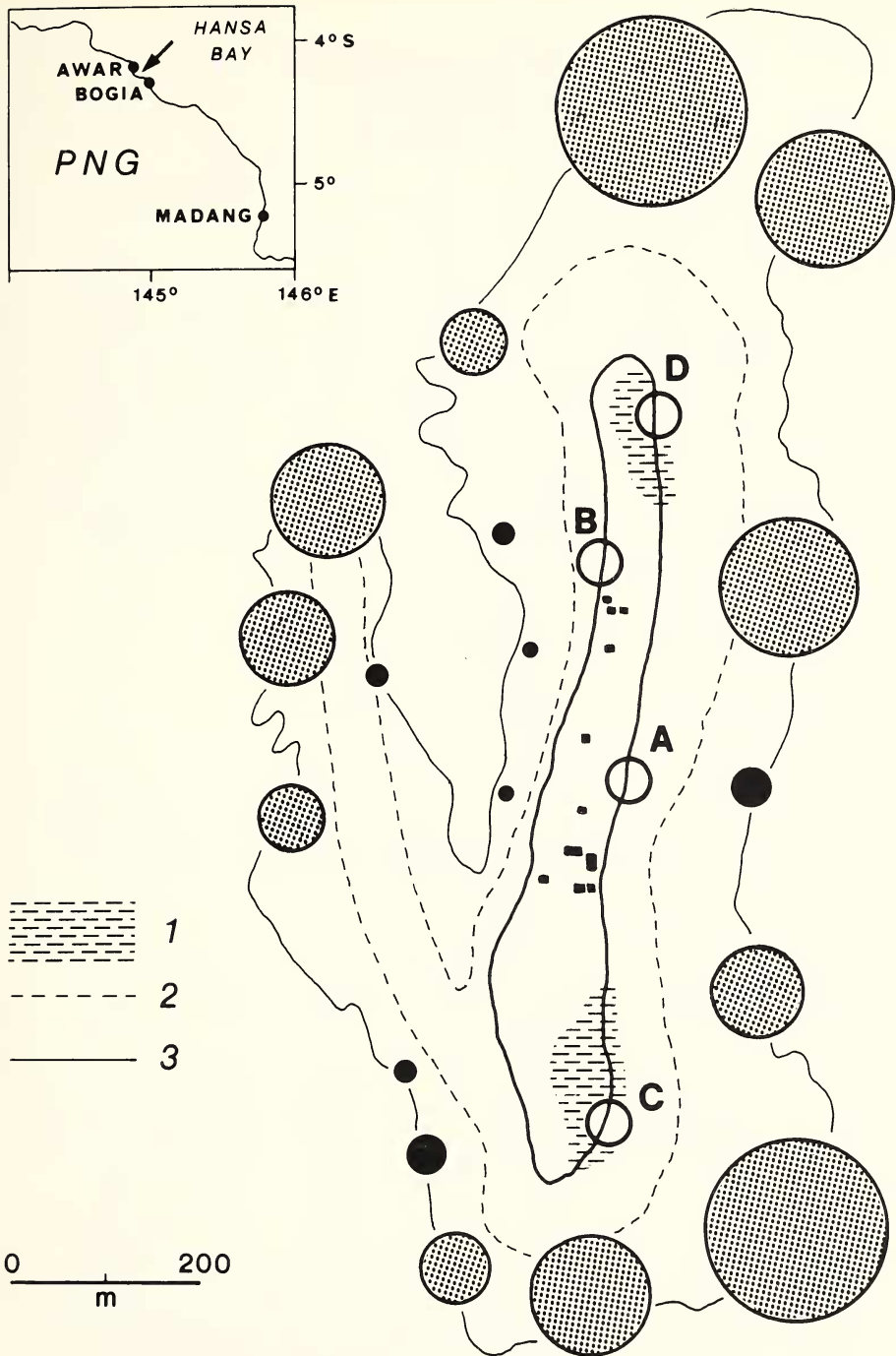


Fig. 2: Carte schématique de Laing Island (PNG). 1 = secteurs à *Avicennia marina*; 2 = limites des basses-mers de vive eau; 3 = isobathe de 4 mètres avec indication de l'énergie cynétique d'après CLAAREBOUDT & alii, 1990, modifié.

Laing Island (PNG)

Littoraria undulata

Date	Stat.	MM	FF	% MM	TOT.	juv.
juillet '86 :	A	167	289	36,62	456	16
	B	184	342	34,98	526	20
	C	277	551	33,45	828	122
	D	254	416	37,91	670	140
Total juillet '86		<u>882</u>	<u>1598</u>	35,56	<u>2480</u>	<u>298</u>
février '87 :	A ¹	155	263	37,08	418	6
août '88 :	A ²	108	150	41,86	258	48
janvier '89 :	A ³	428	546	43,94	974	20

Tableau I: Structure démographique en *Littoraria undulata*.

Baie d'Oponohu (île de Mo'orea)

Septembre 1991

Littoraria coccinea

Station	MM	FF	% MM	TOT.	juv.
M 1	153	249	38,06	402	216
M 2	110	172	39,00	282	106
M 3	138	206	40,12	344	38
M 4	186	278	40,09	464	106
M 5	108	200	35,06	308	176
M 6	73	129	36,14	202	32
M 7	113	231	32,85	344	318
Total	<u>881</u>	<u>1465</u>	37,55	<u>2346</u>	<u>992</u>

Tableau II: Structure démographique en *Littoraria coccinea*.

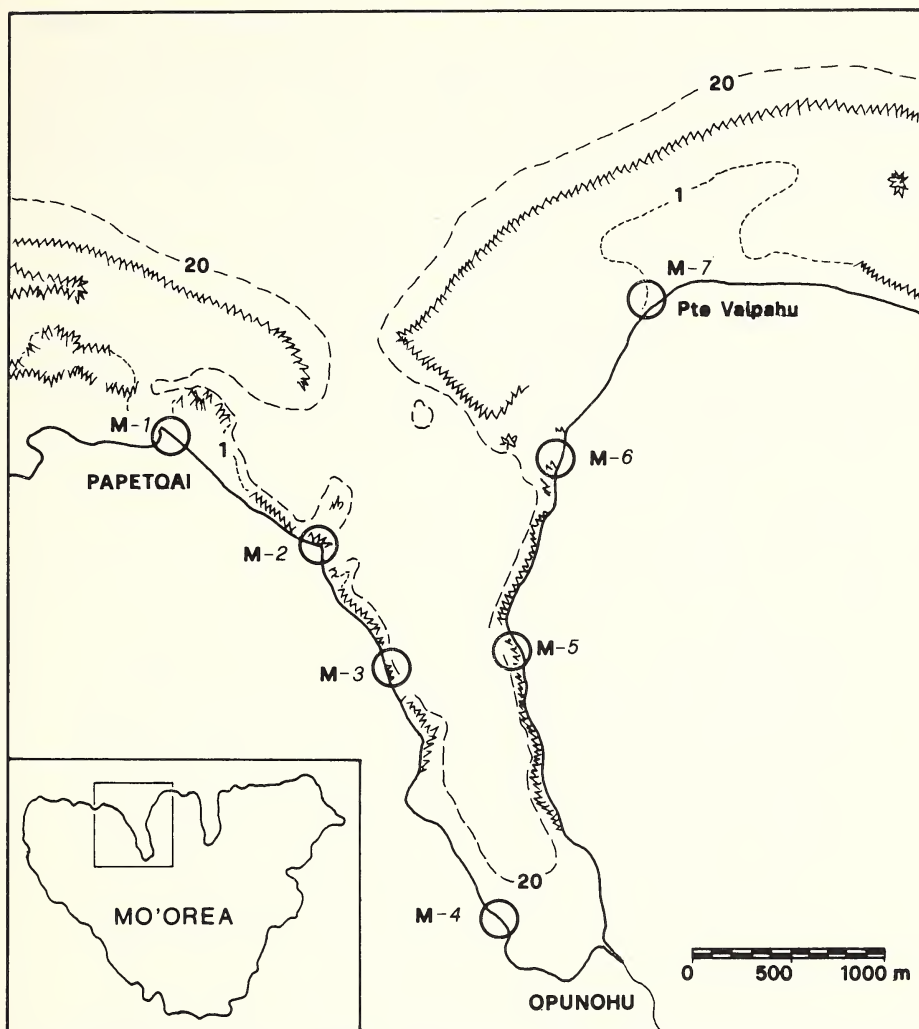


Fig. 3: Carte schématique de la baie d'Oponohu (île de Mo'orea) dessinée d'après la carte n. 6657 (Océan Pacifique Sud, îles de la Société) du Service hydrographique de la Marine (1976).

f) *outils statistiques*. Les moyennes présentées dans les Tableaux III et IV sont comparées à l'aide du test t de Student, dont les valeurs sont également indiquées. A côté apparaît l'évaluation qualitative correspondante des valeurs de la probabilité P que les différences rencontrées soient fortuites. Le signe - correspond à $P > 0,05$; le signe \pm à $0,05 > P > 0,02$; + indique une valeur de P comprise entre 0,01 et 0,001; ++ vaut une P inférieure à 0,001 (FISHER & YATES, 1953).

Pour comparer dans les différentes localités de récolte tailles et formes moyennes des coquilles, respectivement exprimées par les valeurs V et I , nous utilisons les diagrammes construits à l'aide des indices de similarité (KULCZINSKY, 1927; SOUTHWOOD, 1978; SNEATH & SOKAL, 1973). Les moyennes adoptées intéressent la globalité des échantillons, obtenue en pondérant les données des deux sexes par les rapports indiqués dans les Tableaux I et II (Fig. 4).

Le test utilisé pour les autres comparaisons est le χ^2 . L'appréciation qualitative de la signification statistique des différences est établie aux mêmes niveaux de P , et exprimée par les mêmes signes adoptés pour le t de Student.

g) *faune associée*. La faune malacologique associée à *L. coccinea* dans le même horizon intertidal moyen-supérieur, figure dans le Tableau V. Le symbole O indique des présences sporadiques, alors que ++ vaut un peuplement particulièrement dense, presque continu, à côté de *L. coccinea*.

Stat.	h		D		I		V		
A	MM	16,59	1,51	10,21	0,89	61,76	4,54	461,35	111,76
	FF	16,99	1,30	10,62	0,70	62,60	3,01	508,35	102,99
	t	2,00	±	3,62	++	1,54	-	3,09	+
B	MM	15,83	2,47	9,78	1,32	62,08	3,49	420,36	180,01
	FF	16,50	2,38	10,38	1,46	63,04	3,16	493,35	207,42
	t	1,95	±	3,04	+	2,03	±	2,65	+
C	MM	14,11	1,77	8,77	1,08	62,23	3,00	296,98	112,39
	FF	15,06	1,67	9,53	1,01	63,42	2,75	370,58	116,31
	t	3,90	++	5,13	++	2,92	±	4,55	++
D	MM	14,58	1,43	8,95	0,89	61,48	2,97	314,65	95,57
	FF	15,71	1,70	9,84	1,00	62,75	3,34	410,25	138,22
	t	5,08	++	6,64	++	2,84	+	5,68	++
A ¹	MM	16,05	1,99	10,00	1,15	62,43	2,88	437,08	149,40
	FF	16,44	2,15	10,57	1,23	64,54	3,92	500,94	169,76
	t	1,33	-	3,38	++	4,33	++	2,82	+
A ²	MM	15,17	1,56	9,63	0,96	63,56	2,80	378,94	102,35
	FF	15,42	1,66	9,98	1,04	64,80	2,64	415,06	119,17
	t	1,09	-	2,47	±	3,22	+	2,29	±
A ³	MM	15,61	1,49	9,82	0,81	63,06	4,06	402,12	103,42
	FF	15,48	1,59	9,92	1,05	64,11	2,66	411,75	132,12
	t	0,59	-	0,75	-	2,16	±	0,57	-

Tableau III: Caractères biométriques de *Littoraria undulata* en nm.

Résultats et discussion

a) *rapport des sexes*. Dans plusieurs espèces de Littorinidés l'on enregistre un excès de femelles. Cet excès est toutefois particulièrement important dans les deux *Littoraria* étudiées ici (Tableaux I et II). Par contre en juillet 1986, *Littoraria scabra* de Laing Island avait montré un faible excès de mâles (52,6% sur les 572 adultes disséqués). Le contraste ne s'est pas répété à Oponohu: sur 208 *Littoraria intermedia*, les mâles ne constituent que 32,7%.

Il serait sans doute nécessaire de répéter ces analyses en d'autres saisons, car, si pour *Littorina obtusata* (L.) à Roscoff le rapport des sexes ne montre pas de variations saisonnières significatives (SACCHI, 1968) il serait imprudent d'en déduire des conclusions généralisées. Dans la localité A de Laing Island, p.ex., le pourcentage des mâles paraît augmenter progressivement. Si en été 1986 les différences entre stations ne donnent à Laing qu'une probabilité P de 0,30 environ (–) la série chronologique de A présente au contraire des différences statistiques significatives ($P \sim 0,02$: +).

Quant à *L. coccinea*, les différences entre stations ne sont pas significatives ($0,50 > P > 0,30$: –) Considérées séparément par côtes, les différences sont encore plus réduites. Pour les quatre stations de la côte ouest, P est près de 0,90; pour les trois de la côte est, on obtient une P de 0,70 environ.

Stat.	h		D		I		V	
M1	MM	11,19 1,54	7,17 1,01	64,17 3,94	159,11 65,13			
	FF	12,20 1,65	7,98 1,08	65,56 3,63	214,05 85,10			
	t	4,47 ++	5,53 ++	2,59 +	5,12 ++			
M2	MM	12,75 1,82	8,38 1,19	65,76 2,96	248,73 106,67			
	FF	12,71 2,16	8,42 1,41	66,37 4,04	255,27 126,11			
	t	0,14 –	0,16 –	1,21 –	0,39 –			
M3	MM	11,94 1,67	7,74 1,11	64,81 3,17	199,32 89,61			
	FF	12,75 1,83	8,34 1,21	65,43 2,81	247,52 123,33			
	t	3,27 +	3,65 +	1,46 –	3,16 +			
M4	MM	10,50 0,83	6,93 0,56	66,10 2,37	134,78 33,52			
	FF	10,35 1,34	6,94 0,82	67,27 3,94	136,61 56,43			
	t	0,95 –	0,10 –	2,54 ±	0,27 –			
M5	MM	9,15 1,28	5,99 0,76	65,61 2,85	90,33 37,13			
	FF	9,93 1,40	6,51 0,92	65,60 2,62	116,89 54,50			
	t	3,89 ++	4,15 ++	0,02 –	3,87 ++			
M6	MM	12,27 1,96	8,24 1,25	67,31 2,64	234,78 129,00			
	FF	13,40 1,99	9,04 1,25	67,73 4,30	303,94 141,95			
	t	3,38 ++	3,80 ++	0,69 –	3,01 +			
M7	MM	10,15 1,44	6,58 1,00	64,84 2,87	123,15 64,33			
	FF	11,63 1,68	7,69 1,05	66,30 2,82	190,98 84,79			
	t	6,68 ++	7,65 ++	3,62 ++	6,37 ++			

Tableau IV: Caractères biométriques de *Littoraria coccinea* en nm.

La comparaison entre les deux côtes de la baie donne par contre une valeur de 0,01 (+). La côte orientale d'Oponohu, déjà moins colonisée par *L. coccinea*, est statistiquement plus pauvre en mâles.

b) *fréquence des immatures*. La côte orientale est aussi plus pauvre en adultes (Tableau II). La comparaison entre les deux côtes conduit à une probabilité $P < 0,001$ (++)). On pourrait ainsi supposer que les mâles atteignent la maturité sexuelle plus lentement que les femelles, et qu'il y a donc parmi les immatures un excès de mâles, au moins dans la saison étudiée; on constate par ailleurs que parmi les plus vieux individus examinés il y a autant de mâles que de femelles. Plusieurs accouplements ont même eu lieu sur la grève de basse-mer au moment de nos récoltes.

Pour *L. undulata*, la comparaison statistique est superflue: il y a nettement moins de jeunes dans les deux stations les plus abritées de Laing Island.

On serait donc amené à supposer que des conditions locales moins favorables gênent la croissance et le développement pendant la vie benthique et subaérienne de ces littorines, considérations que confirment les données discutées plus loin (voir point d).

c) *dimorphisme sexuel de la coquille*. Les données des Tableaux III et IV confirment pour ces *Littoraria* la tendance — générale dans les Littorinidés (SACCHI & SCONFIETTI, 1988 et 1990) — vers une plus grande taille et une forme plus trapue de la coquille des femelles. La seule exception est représentée par *L. coccinea* de la station M-5, où l'indice *I* est pratiquement égal dans les deux sexes. De telles différences sexuelles ne sont toutefois évidentes qu'à l'analyse statistique conduite sur un nombre suffisamment élevé d'individus; on ne saurait les accepter *a priori* au niveau individuel.

d) *relations entre taille et environnement*. Pour *L. undulata*, les plus grandes tailles s'observent dans les endroits les moins battus par les vagues (fig. 4). CLAERBOUDT *et alii* (1990) montrent que les deux extrémités, nord et sud, de l'îlot reçoivent un maximum d'énergie cinétique des vagues, par suite de la direction des mouvements de la mer vers SE en saison sèche et de la houle orientée vers le nord en saison des pluies. Les mesures des Auteurs belges intéressent l'isobathe de 4 mètres, mais les répercussions jusqu'à l'horizon intertidal en sont évidentes.

Pour *L. coccinea*, les tailles suivent, sur les grèves de la baie, des gradients à allure transversale, avec taille maximale dans le secteur intermédiaire entre les stations les plus ouvertes (M-1 et M-7) et les plus soumises aux influences de la rivière d'Oponohu (M-4 et M-5). Les tailles les plus importantes s'observent donc en M-2, M-3 et M-6, relativement abritées, éloignées de la rivière et des nombreux ruisseaux et fossés débouchant près de M-4. Ce sont également des localités un peu moins anthropisées (AUBANEL, 1993).

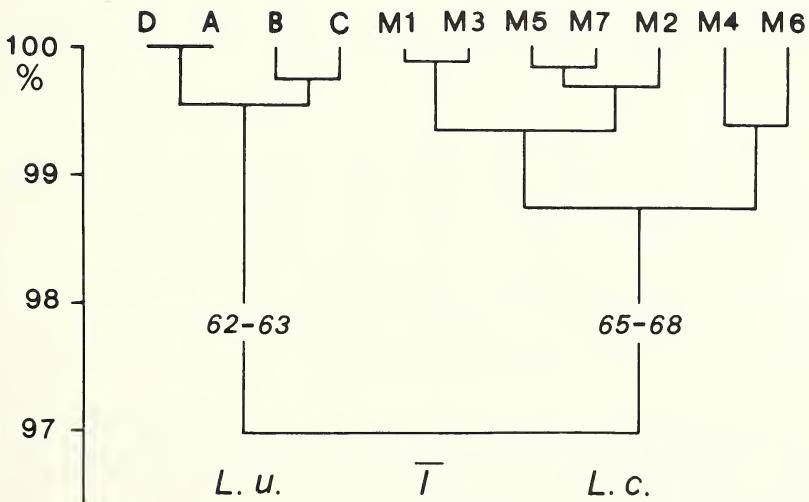
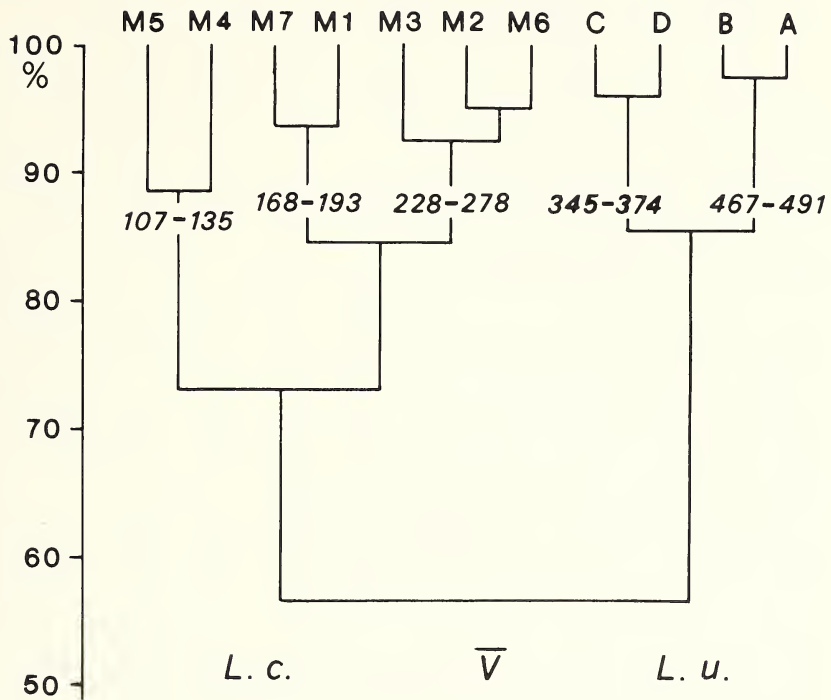


Fig. 4: Dendrogrammes de similarité établis pour le volume V et l'indice de forme I de la coquille (valeurs moyennes) en *Littoraria undulata* (*L.u.*) et *L. coccinea* (*L.c.*).

Stat.	Morphes	MM	FF	TOT.
<u>A</u>	p	21	40	61
	m	63 100	45 100	108 200
	g	16	15	31
<u>B</u>	p	40	23	63
	m	46 100	58 100	104 200
	g	14	19	33
<u>C</u>	p	14	21	35
	m	56 100	62 100	118 200
	g	30	17	47
<u>D</u>	p	16	23	39
	m	58 100	53 100	111 200
	g	26	24	50
<u>A¹</u>	p	22	27	49
	m	62 100	53 100	115 200
	g	16	20	36
<u>A²</u>	p	21	22	33
	m	60 100	59 100	119 200
	g	19	19	38
<u>A³</u>	p	16	21	37
	m	66 100	58 100	124 200
	g	18	21	39
TOTAL	p	150	177	327
	m	411 700	388 700	799 1400
	g	139	135	274

Tableau V: Variations en couleur de la coquille de *Littoraria undulata*.

e) *différences de forme*. L'indice *I* exprime des différences modestes entre stations (Tableaux III et IV). Il ne semble y avoir de relation évidente entre ces petites variations intraspécifiques et la position des stations de récolte, ni pour *L. undulata* ni pour *L. coccinea*. Il n'y a, en tout cas, aucun rapport apparent avec les relations écologiques de taille.

Les différences de forme sont également réduites au niveau interspécifique. Les deux *Littoraria* ont une coquille à la forme très semblable,

confirmant par l'analyse biométrique les affinités descriptives soulignées par ROSEWATER (1970 cit.).

Il y a par contre entre les deux de fortes différences de taille. Les *L. coccinea* de Mo'orea (mais également de Tahiti et d'autres îles de la Polynésie française: à Tahiti directement et en collection pour les Marquises) sont bien plus petites que les *L. undulata* étudiées. ROSEWATER à son tour citait de petites tailles pour les *L. coccinea* des îles de la Société. Des individus d'une taille proche des *L. undulata*, appartenant aux deux sexes, se trouvent rarement à Oponohu; une vingtaine ont fait partie de mes récoltes, dont 7 seulement rentrent dans les échantillons de population mesurés. Il est possible que, vers la limite orientale de sa distribution pacifique, *L. coccinea* soit affectée par un phénomène généralisé de nanisme (Fig. 5).

f) *polymorphisme de L. undulata*. Il n'y a pas de différence à ce sujet entre mâles et femelles ($P \sim 0,30$; Tableau V), en été 1986. Il n'y en a pas non plus dans la comparaison entre tous les 7 échantillons étudiés ($0,50 > P > 0,30$). On atteint une valeur de $P \sim 0,50$ si l'on considère les fréquences de la morphe prédominante à dessin marbré pour la série chronologique de A à A-3; et cela, soit pour l'ensemble, soit dans une comparaison par sexes. Le peuplement de Laing Island est donc homogène en ce qui concerne le polychromatisme de la coquille de *L. undulata*. La surface réduite de cet îlot permet de considérer le peuplement comme dérivé d'essaims de larves limités et peu variables, sinon, à chaque saison reproductive, d'un essai unique.

Il est intéressant d'ajouter, par comparaison, quelques observations sur les variations du groupe de *L. scabra*, typiquement polymorphe en couleurs de la coquille (COOK, 1983; HUGHES & JONES, 1985; REID, 1986). Les *L. scabra* de Laing sont toutes des «browns» (en réalité, gris-brunâtre); elles vivent, en effet, à l'état adulte sur les troncs d'*Avicennia*, où elles seraient mimétiques d'après les Auteurs anglais cités. Les *L. intermedia* d'Oponohu sont également des «browns», ainsi que celles d'un petit peuplement trouvé à Tahiti (Maheva Beach) toujours associé à des *L. coccinea*; seule exception, un femelle jaune de la station M-7, sur un cocotier.

g) *spectres trophiques*. L'analyse des contenus des tubes digestifs a confirmé ce que l'habitat même de ces *Littoraria* laissait supposer. L'examen des *L. undulata* de Laing Island a donné d'abondants résidus de bois mélangés à une forte charge bactérienne, une seule diatomée (*Navicula* sp.), et de rares *Oscillatoria*. Un grattage de substrat, en A, avait à son tour donné des débris de bois pourrissant, mélangés à beaucoup de bactéries. En plus, de rares *Navicula* sp.pl., *Amphiprora hyalina* Eulenstein ex Van Heurek, *Amphora coffeaeformis* (Agardh) Kützing et deux Cyanobactéries filamenteuses (*Lyngbya* sp. et *Oscillatoria* sp.). Il y avait aussi quelques Ciliés non sessiles, également rares.

L. coccinea (station M-4) présente également une microphagie poussée. En douze exemplaires examinés, les tubes digestifs ne contenaient, sur un fond abondant de micro-fragments végétaux, que deux *Amphora* sp. avec d'abondantes bactéries. Le grattage du substrat a permis l'identification de très rares *Achnantes* sp. et *Amphora* sp. avec une *Navicula* tubicole, probablement *N. ramosissima* (Agardh) Cleve, associées à des fragments végé-

taux quelquefois colonisés par des ciliés vorticelliformes et par une chlorophycée incrustante du type *Ulvela*. Dans la même station, l'étude d'une dizaine de *L. intermedia* n'a pas donné de résultat différent, sauf la présence occasionnelle d'une *Navicula*, différente de *N. ramosissima*.

La microphagie de ces *Littoraria* traduit donc, au niveau trophique, l'habitat typique des adultes. Le milieu intertidal qu'ils colonisent est dépourvu de végétation macroscopique, car il s'agit de rochers coralliens ou volcaniques, surtout utilisés pour des petits murs à sec, d'épaves ou de la base d'arbres littoraux touchant la surface de l'eau.

Quant à la chaîne trophique en amont des *Littoraria*, nous avons parfois trouvé sur la grève des coquilles à cassure probablement attribuable à des crabes. C'est notamment le cas des *L. coccinea* dans la station M-3. On ne cherchera d'ailleurs pas dans cette espèce, monomorphe par la couleur du test, des mécanismes de sélection visuelle par des prédateurs inconnus, comparables à ceux qui joueraient au sein du groupe de *L. scabra* (REID, 1987). Ce groupe comprend d'ailleurs des espèces de plus grande taille, mangroviocoles, à habitat varié, et, en général, à test plus fragile...

h) *malacofaune associée*. A Laing Island, à part quelques présences périphériques de *Littoraria scabra*, *L. undulata* n'est accompagnée au niveau intertidal, que par *Nerita plicata*, alors que d'autres *Nerita* sont localisées en d'autres milieux (POULICEK *et alii*, 1994 sous presse). *N. plicata* se dispose d'habitude quelques centimètres en contrebas du gros des *L. undulata* adultes.

Les espèces compagnes de *L. coccinea* à Oponohu sont plus nombreuses (Tableau VI). Les plus fréquentes sont *Littoraria intermedia* — presque aussi abondante en M-4 que *L. coccinea* elle-même, et, toujours dans

Espèces	Stations						
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7
Gastropoda							
<i>Cellana</i> sp. (juv.)							+
<i>Nerita plicata</i> L.				+			+
<i>Nerita costata</i> Gm.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Neritina macgillivrayi</i> (L. Reeve)	+			+	+		+
<i>Littoraria intermedia</i> (Phil.)	+	+		++	+		+
<i>Nodilittorina</i> cfr. <i>nodosa</i> (Gray)	+			0			
<i>Melampus flavus</i> (Gm.)		+	+	+	+	+	
<i>Morula granulata</i> (P. Duclos)			+	+	+		
<i>Drupella cariosa</i> (Wood)		+					
<i>Engina</i> cfr. <i>incarnata</i> (Desh.)			+				
<i>Cerithium columna</i> Sow.							+
<i>Strombus maculatus</i> Sow.			0				
Bivalvia							
<i>Barbatia decussata</i> (Sow.)				+			
<i>Ostrea</i> sp. (juv., mortes)				++			

Tableau VI: Malacofaune associée à *Littoraria coccinea*.

cette localité, un Ostréidé avec une foule de valves mortes, d'un diamètre de 2 à 3 cm environ. Il s'agit apparemment d'une *Ostrea* sp., dont les restes forment une sorte de ceinture presque continue immédiatement au-dessous de l'horizon à *Littoraria*, aux limites supérieures de l'intertidal. C'est là possiblement le résultat de l'arrivée d'un essaim de larves par une pleine mer particulièrement haute, suivie d'une hécatombe dès le rétablissement d'amplitudes plus normales de marée (Fig. 5). Ce n'est pas exceptionnel pour des huîtres, non plus que leur préférence pour des eaux un peu dessalées. Une telle préférence paraît partagée par *L. intermedia*, qui à Oponohu n'occupe que rarement des substrats au-dessus de la limite de pleine mer. Il en est de même pour la nérîte noire, *Neritina mcgillivrayi*, bien représentée dans la station M-7 près des petits débouchés d'une série de fossés temporaires.

L'espèce-compagne la plus fidèle de *L. coccinea* est pourtant *Nerita costata*. Il s'agit, en somme, d'une faune remarquablement eurypote dans le domaine indo-pacifique, sélectionnée, au même titre que les *Littoraria*, pour une vie adulte partiellement subaérienne.

Conclusions et perspectives

L'étude des populations naturelles de *L. undulata* et de *L. coccinea* confirme des tendances démographiques et morphologiques déjà constatées pour des Littorinidés d'autres mers. Certaines en sont même accentuées, comme l'excès des femelles.

Le substrat choisi pour la vie adulte est plus varié qu'en milieu tempéré, tout en se limitant à l'étage intertidal (mésolittoral). Plusieurs substrats cohérents disponibles sur place sont colonisés par ces *Littoraria*, qui paraissent privilégier souvent des substrats végétaux durs. Pierres calcaires et basaltiques sont appréciées par *L. coccinea* à Mo'orea.

Les plus jeunes individus préfèrent souvent des pierres à surface plus irrégulière, d'après leur plus forte rugophilie, suivant les préférences typiques des Gastéropodes à écologie intertidale. Nous avons parfois trouvé à Oponohu sur des substrats végétaux à la limite supérieure de la zone de marée les «géants» de *L. coccinea*, qui sont généralement de vieux individus.

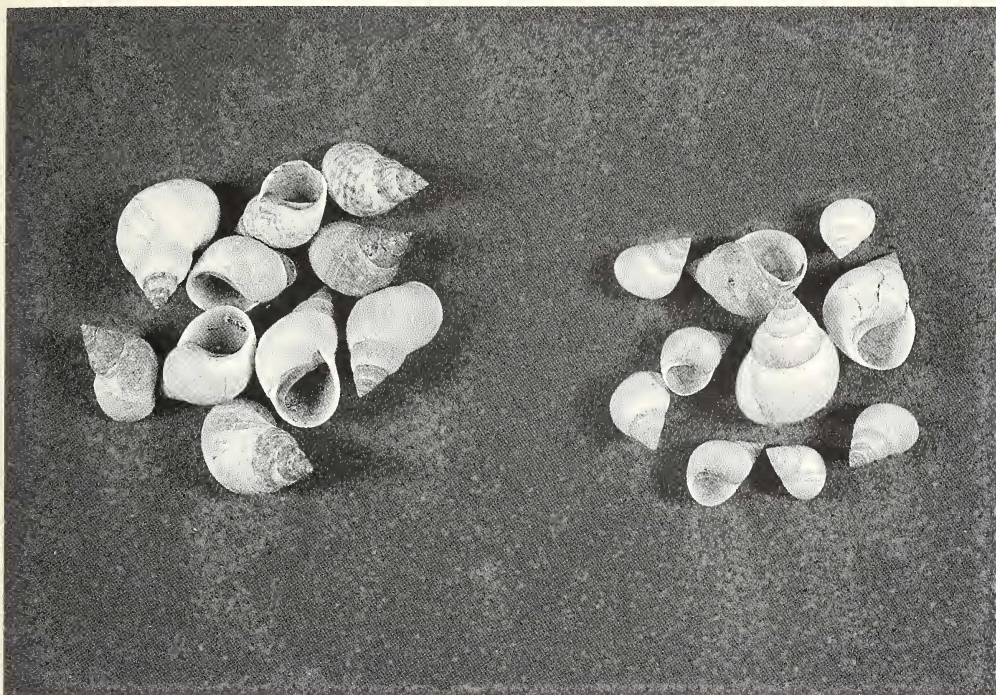
Densité des peuplements, état moyen de développement, taille adulte paraissent répondre assez régulièrement aux conditions écologiques locales. Ces *Littoraria* sont microphages; parmi leurs possibles prédateurs, des crabes semblent avoir de l'importance. Des Blenniidés intertidaux, souvent évoqués comme prédateurs du groupe de *L. scabra* (REID, 1986) ne sont peut-être pas à exclure.

L'affinité systématique et la ressemblance morphologique entre *L. undulata* et *L. coccinea* ont une contrepartie dans des adaptations écologiques tellement parallèles qu'il est possible de considérer ces deux espèces comme réciproquement vicariantes. Il sera intéressant de reconnaître sur des grèves où, d'après les cartes zoogéographiques de ROSEWATER (1970) elles se rencontrent, quelles sont leurs différences adaptatives réelles, combien et comment leurs niches écologiques divergent.

Remerciements

Un remerciement particulièrement vif est dû au Directeur de la Station de Biologie marine Léopold I de Laing Island, Jean Bouillon, à celui du Centre de l'Environnement d'Oponohu, de l'Ecole pratique des Hautes Etudes, Bernard Salvat, et à leur personnel, dont l'assistance a été précieuse. J'exprime ma gratitude aux Collègues ayant collaboré activement à cette recherche, que je cite par ordre alphabétique: Ferdinando Boero (Université de Lecce, Italie); David Reid (British Museum of natural History, Londres); Marcel Verhaeghe (Société Malacologique belge) et Domenico Voltolina (Centro de Investigación científica y de Enseñanza superior, Ensenada, B.C., México). Un remerciement cordial à mes élèves Cristiana Franchini, pour l'aide biométrique, et Laura Padovani, pour la préparation des Tableaux. Le Professeur Maxime Lamotte (Paris) a bien voulu relire le manuscrit, en suggérant des améliorations de style et de contenu; mon épouse, Mireille Govaerts, a toujours collaboré à ces recherches, sur le terrain comme au laboratoire.

Fig. 5: *En haut*: coquilles femelles de *Littoraria undulata*, station A (à gauche) et de *L. coccinea*, station M-3. Le lot de *L. coccinea* comprend quelques «géants» (voir *Discussion*, point e).
En bas: Station M-4. *L. coccinea* (blanches dans la photo) et *L. intermedia* sur blocs de basalte de Mo'orea, avec quelques espèces compagnes de Mollusques.



BIBLIOGRAPHIE

- AUBANEL, A. 1993 - Valeurs socio-économiques du milieu corallien récifal et de ses ressources. Application à un île océanique du Pacifique sud: Moorea, archipel de la Société. Thèse Doct. Univ. M. de Montaigne, Bordeaux.
- CLAEREBOUTD, M.; MASSIN, C. & J. BOUILLON, 1990 - A general survey of Laing Island environment (Papua New Guinea). *Indo-Malayan Zoology*, 6: 1-23.
- COOK, L.M. 1983 - Polymorphism in a mangrove snail in Papua New Guinea. *Biol. J. Linn. Soc.*, 20: 167-173.
- COOK, L.M. 1986 - Site selection in a polymorphic mangrove snail. *Biol. J. Linn. Soc.*, 29: 101-113.
- FISHER, R.A. & F.F. YATES, 1953 - Statistical Tables. Oliver & Boyd, London: I-XI; 1-126.
- HUGHES, J.L. & M.P. JONES, 1985 - Shell colour polymorphism in a mangrove snail *Littorina* sp. (Prosobranchia, Littorinidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 25: 365-378.
- KULCZINSKY, A. 1927 - Die Pflanzenassoziatione des Pienines. *Bull. Intern. Acad. Polon. Sc. nat.*, 2 suppl.: 57-203.
- POULICEK, M.; BUSSERS, J.C. & P. WANDERWALLE, 1994 - Ecologie des Neritidae de l'île de Laing (PNG). Actes IX Congrès Soc. franç. malacol. (sous presse en *Haliotis*, 23)
- REID, D.G. 1986 - The Littorinid molluscs of the mangrove forests in the Indo-Pacific region. The genus *Littoraria*. London, British Museum (Natural History): I-XV; 1-228.
- REID, D.G. 1987 - Natural selection for apostasy and crypsis acting on the shell colour polymorphism of a mangrove snail, *Littoraria filosa* (Sowerby) (Gastropoda: Littorinidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 30: 1-24.
- ROSEWATER, J. 1970 - The Family Littorinidae in the Indo-Pacific. I - The Subfamily Littoriniinae. Indo-Pacific Mollusca, 2: 417-506. Greenville, Delaware Museum of Natural History.
- SACCHI, C.F. 1967 - Sur les variations du rapport des sexes au cours de l'année chez *Littorina obtusata* (L.). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 264: 1504-1506.
- SACCHI, C.F. 1969 - Ricerche biometriche sul dimorfismo sessuale della coppia di specie intertidali *Littorina obtusata* e *L. mariae* in Bretagna ed in Galizia. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 24: 33-47.
- SACCHI, C.F. 1980 - Ricerche sulle variazioni di mole in *Littorina saxatilis* (Olivi) e loro significato ecologico. *Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia*, 31: 51-67.
- SACCHI, C.F. 1984 - Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* et de *L. mariae* dans la Ria de Arosa. I - Caractères des peuplements, polychromatisme, rapport des sexes. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 125: 209-232.
- SACCHI, C.F. & R. SCONFIETTI, 1988 - Recherches sur l'écologie comparée... dans la ria de Arosa. III - Dimorphisme sexuel et gradients de taille en *Littorina obtusata*. *Atti Soc. it. Sc. nat.* 129: 285-304.
- SACCHI, C.F. & R. SCONFIETTI, 1991 - Recherches sur l'écologie comparée... dans la Ria de Arosa. IV - Dimorphisme sexuel et gradients de taille en *Littorina mariae*. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 132: 105-118.
- SACCHI, C.F. & D. VOLTOLINA, 1987 - Recherches sur l'écologie comparée des Littorines dans l'île de Vancouver (British Columbia, Canada). *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 126: 209-234.
- SALVAT, B. 1988 - Histoire des îles. In «Atlas de Tahiti et de la Polynésie française». Editions du Pacifique, Singapore: 1-80, (22-23).
- SNEATH, P.H. & R.R. SOKAL, 1973 - Numerical Taxonomy. Free,an & Co., San Francisco: 1-573.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1978 - Ecological Methods (II Ed.) Methuen, London: 1-300.
- VOLTOLINA, D. & C.F. SACCHI, 1990 - Field observations on the feeding habits of *Littorina scutulata* and *L. sitkana* (Gastropoda, Prosobranchia) of southern Vancouver Island (British Columbia, Canada). *Hydrobiologia*, 193: 147-154.